

УДК 574.24+574.34:595.324.2

**ПЛОДОВИТОСТЬ *CERIODAPHNIA AFFINIS*  
ПРИ РАЗЛИЧНЫХ ТЕМПЕРАТУРНЫХ РЕЖИМАХ –  
«ОТСРОЧЕННАЯ РЕАКЦИЯ» ИЛИ «МАТЕРИНСКИЙ ЭФФЕКТ»?**

**В. Б. Вербицкий, Т. И. Вербицкая, О. А. Малышева**

ИБВВ им. И. Д. Панинина РАН,  
Борок, Россия, [verb@ibiw.yaroslavl.ru](mailto:verb@ibiw.yaroslavl.ru), [ksenia@ibiw.yaroslavl.ru](mailto:ksenia@ibiw.yaroslavl.ru)

**FECUNDITY OF *CERIODAPHNIA AFFINIS*  
UNDEWR VARIOUS TEMPERATURE REGIMES –  
«THE DELAYED REACTION» OR «MATERNAL EFFECT»?**

**V. B. Verbitsky, T. I. Verbitskaja, O. A. Malysheva**

Papanin Institute for the Biology of Inland Waters, RAS,  
Borok, Russia, [verb@ibiw.yaroslavl.ru](mailto:verb@ibiw.yaroslavl.ru), [ksenia@ibiw.yaroslavl.ru](mailto:ksenia@ibiw.yaroslavl.ru)

В экспериментах с зоопланктонными сообществами микрокосмов нами ранее выявлено наличие температурных режимов, оказывающих стимулирующее воздействие на численность отдельных видов. Например, определено, что повышение температуры воды в течение недели с +15 до +25°C с последующим снижением ее до +20°C и стабилизацией на этом уровне стимулирует рост численности ветвистоусых ракообразных *Ceriodaphnia quadrangula* (O. F. Müller, 1785) (Вербицкий, 2008; Вербицкий и др., 2009). Прогрев воды с +15 до +20°C, так же как более длительное содержание при +25°C подобного эффекта не оказывали. Однако, эксперименты в микрокосмах позволили только констатировать наличие достоверного стимулирующего эффекта, но причины его остались не выясненными. Целью данной работы была оценка плодовитости чистой линии (отдельного клона) партеногенетических самок *Ceriodaphnia affinis* Lilljeborg, 1901 при воздействии различных температурных режимов.

Во всех экспериментах использовали единственный клон *C. affinis*, выведенный из особи, взятой из многолетней лабораторной культуры лаборатории физиологии и токсикологии ИБВВ РАН. Исходные особи происходили из США. Для стандартизации исходных условий самки перед использованием их потомства в экспериментах с температурными воздействиями были исходно акклиматизированы в пяти поколениях к температуре +15°C. В эксперименте особи содержались поодиночно в стеклянных цилиндрах, с объемом воды 15 мл. Воду, взятую из литорали Рыбинского водохранилища, предварительно процеживали через мельничное сито № 76 и отстаивали при комнатной температуре при постоянном аэрировании микрокомпрессором. Тестировали ювенильных особей, фертильных самок и самок с яйцами в выводковой камере.

Пищей для цериодафний служила культура водоросли *Chlorella vulgaris*, выращенная отдельно на стандартной среде (Goulden et al., 1982; McCauley et al., 1990) и на этапе логарифмического роста численности отделены от культуральной среды в центрифуге. В каждый сосуд с цериодафнией вносили суспензию хлореллы, доводя ее концентрацию до  $1,2 \pm 0,3 \times 10^6$  кл./мл (Kumar et al., 2005; Sarma et al., 2006). Ежедневно каждого рачка перемещали в чистый сосуд со свежеприготовленной суспензией хлореллы. При этом под бинокулярным микроскопом МБС–10 вели учет числа яиц и эмбрионов, а также определяли общее состояние подопытных особей. Отрожденную молодь учитывали и убирали из сосуда. Каждый вариант температурного воздействия ставили в 10–12 повторах.

Были заданы следующие температурные режимы: первый вариант – исходный контроль при постоянной температуре +15°C (15→15→15), второй вариант – повышение температуры на 5°C (15→20→20), третий вариант – повышение температуры на 10°C (15→25→25) и четвертый вариант – повышение температуры на 10°C на период 4 сут. с последующим снижением на 5°C (15→25→20).

В ходе эксперимента проводили ежедневные наблюдения за состоянием исходных самок и отрожденной ими молоди первой генерации ( $F_1$ ) на протяжении периода их жизни. Продолжительность каждого эксперимента составляла 34–40 сут. Эксперимент был поставлен в августе–сентябре 2007 г. В ноябре–декабре 2007 г. был поставлен повторный эксперимент с первым (контрольным) и четвертым вариантами.

У особей, содержащихся при +15°C, показатели плодовитости у исходных самок и их молоди достоверно не различались. Так как они постоянно находились при +15°C и не подвергались воздействию других температур, мы ограничились учетом ювенильных и фертильных особей (табл.).

Таблица. Средняя плодовитость партеногенетических самок *C. affinis*  
на протяжении 8 выметов ( $\pm$  станд. откл.)

Температурный	Ювенильные особи	Фертильные самки	Самки с яйцами
---------------	------------------	------------------	----------------

режим, °С	исходные	$F_1$	исходные	$F_1$	исходные	$F_1$
15→15	8,9±2,3	8,9±2,4	8,9±3,8	8,1±2,7	–	–
15→20	8,7±3,9	5,2±1,1	9,2±3,0	8,9±3,0	8,1±2,9	9,8±4,2
15→25	6,8±1,7	5,6±2,8	10,6±4,6	6,8±3,4	10,2±4,1	7,6±2,7
15→25→20 (I)	6,9±2,7	12,1±3,5	8,7±1,3	8,4±1,8	6,8±2,5	4,8±1,0
15→25→20 (II)	7,3±2,3	10,4±3,6	–	–	–	–

При перемещении из +15 в +20°С плодовитость исходных самок не отличалась от плодовитости в контрольном варианте. Плодовитость особей  $F_1$ , подвергнутых воздействию прогрева на ювенильной стадии, снизилась на 40 % по сравнению с исходными самками. У фертильных самок и самок с яйцами в выводковой камере плодовитость исходных особей и особей  $F_1$  достоверно не различалась (см. табл.).

Плодовитость церидафний, помещенных в +25°С, у всех особей  $F_1$  была на 17,6–35,8 % ниже, чем у исходных самок. В то же время плодовитость исходных самок, подвергнутых нагреву на стадии фертильных и овулярных особей, была на 33,3–35,8 % выше, чем у исходных самок, подвергнутых нагреву на ювенильной стадии (см. табл.).

При комбинированном температурном режиме (15→25→20) выросла, по сравнению с исходными самками, плодовитость особей  $F_1$  (на 30–43 %), рожденных от самок, подвергнутых нагреву на ювенильной стадии. У фертильных и овулярных самок достоверная разница отсутствовала.

Таким образом, при всех вариантах температурного воздействия у исходных самок, помещенных в опыт на всех стадиях развития, плодовитость достоверно не различалась.

Максимальное стимулирование плодовитости наблюдали только у потомства самок, подвергнутых комбинированному воздействию температуры на ювенильной стадии, причем, в обеих сериях экспериментов, поставленных осенью и зимой 2007 г. Этот результат позволяет сделать предварительное заключение, что воздействие в течение нескольких суток на ювенильные партеногенетические особи *C. affinis* температурой +25°С, близкой к верхней температурной границе жизни, с последующим ее снижением до +20°С, оказывает стимулирующее воздействие, эффект от которого проявляется только у потомства.

Полученные результаты подтверждают наличие выявленного нами ранее в экспериментах на модельных мезокосмах эффекта «отсроченной реакции», однако причины его пока остаются не ясны. Можно предложить два объяснения. Первое – температура воздействует на находящиеся в организме исходной самки яйцеклетки непосредственно, вызывая перестройки в их биохимии, приводящие в последующем к более высокой плодовитости развившихся из них организмов. Второе – температура воздействует на материнский организм, который передает эту информацию потомству, то есть мы наблюдаем проявление так называемого «материнского эффекта».

Материнский эффект – механизм для адаптивного фенотипического ответа на изменяющуюся окружающую среду, с помощью которого матери передают информацию об экологической изменчивости своему потомству (Mousseau, Fox, 1998). Матери получают сигнал (например, температура или фотопериод) и производят потомство, соответствующее тем условиям, с которыми потомство, как ожидают, столкнется в будущем. Материнские эффекты были описаны у разных видов (Lynch, Ennis, 1983; Goulden et al., 1987; Tessier, Consolatti, 1991; Glazier, 1992; Guissande, Gliwicz, 1992; Ebert, 1993; Lampert, 1993; Boersma, 1997a, b; Алексеев, Казанцева, 2007), но преимущественно, в отношении стимулирования качественных реакций, таких как переход от партеногенеза к производству покоящихся стадий. В их основе лежит регулирование матерью обеспеченности потомства необходимой энергией и/или биохимическим составом. Например, на разных видах насекомых и на коловратках было показано, что эмбрионы способны «выбрать» прямое развитие или состояние покоя не только под влиянием факторов среды, но и воспринимая информацию от материнского организма (Tanaka, 1992; Olvido et al., 1998). В то же время нам не известны работы, в которых бы приводились данные о возможности у эктотермов передачи материнским организмом дочерним особям информации, вызывающей «отсроченное» стимулирование количественных показателей, к которым можно отнести плодовитость. Таким образом, эта тема требует дальнейшего исследования.